刺激前 alpha 振荡对视知觉的影响*

钟楚鹏[1] 曲 折[1] 丁玉珑[2]

([1] 中山大学心理学系，广州 510006)

([2] 华南师范大学心理学院，广州 510631)

摘 要 人类对感觉阈限附近的视觉刺激的知觉不总是一致的。为探究这种视知觉不一致的现象及其神经机制，一些研究者关注刺激前脑内自发 alpha 神经振荡（8～13 Hz）对视知觉的影响。近年来的研究发现，刺激前 alpha 振荡能量的降低能提高被试的探测击中率，但不能提高知觉精确度；而刺激前 alpha 振荡的相位能预测被试能否成功探测刺激。刺激前 alpha 能量被认为调控了视皮层的基础活动强度；alpha 能量的降低反映了皮层基础活动的增强，进而提高了对较弱刺激的探测率。刺激前 alpha 相位则被认为调控了皮层兴奋和抑制的时间；大脑在刺激呈现时的不同状态（兴奋/抑制）决定了最终的知觉结果。

关键词 刺激前；神经振荡；alpha 能量；alpha 相位；视知觉

1 前言

我们对外部世界的感知，很大程度上依赖于视觉信息。外界的光信号被视网膜接收后，通过一系列神经活动，形成对外界的视知觉，也就是我们所看到的东西。但是，我们的知觉并不是永远真实地反映了外界事物，对于同样的视觉刺激，我们可能会在不同的时间，产生不一样的知觉。例如，当一个视觉刺激呈现的时间很短，或其强度很微弱，那么我们有时能感知到这个刺激，有时则不能；当两个不同的刺激的差异程度很小时，我们有时能分辨出两个刺激是不同的，有时却无法分辨。在心理物理学中，一个个体能以某个概率（通常为 50%，例如 Busch, Dubois, & VanRullen, 2009; Ergenogle et al., 2004; van Dijk, Schoffelen, Oostenveld, & Jensen, 2008; 也有研究使用大于 50%的概率，如 Iemi & Busch, 2018; Iemi, Chaumon, Crouzet, & Busch, 2017）探测到一个刺激的最弱刺激强度或分辨出两个刺激的最小差异程度，称之为这个个体的感觉阈限（sensory threshold）。根据这个定义，我们知道，对强度在感觉阈限附近的视觉刺激，我们的知觉不总是一样的。

为什么对于同一个阈限附近的视觉刺激，人们会产生不一样的知觉？一些研究者认为，

收稿日期：2019-05-05

* 国家自然科学基金项目（No. 31970985），教育部人文社会科学研究一般项目（No. 19YJA190004），广东特支计划百千万工程领军人才项目（No. 201626026）

通信作者：曲折，E-mail: quzhe@mail.sysu.edu.cn

从视觉信息输入到产生知觉需要经过一系列加工过程，这些加工过程的不同可能会导致不同的知觉结果，因此这些研究者们会采用事件相关电位（event-related potential，以下简称 ERP）等方法探究刺激呈现后不同神经活动与不同的知觉结果的关系（如 Bernat, Shevrin, & Snodgrass, 2001; Devrim, Demiralp, & Kurt, 1997; Koivisto, Grassini, Salminen-Vaparanta, & Revonsuo, 2017; Rutiku, Aru & Bachmann, 2016; Wilenius & Revonsuo, 2007）。这些研究虽然能从神经机制的角度解释为什么同样的刺激会产生不同的知觉，但同时也引出了一个新问题：为什么同样的刺激会诱发不同的神经活动？

随着对人类自发的脑电活动（electroencephalography，以下简称 EEG）研究的深入，一种新的观点被提出了。这种观点认为，我们之所以对相同的刺激产生了不同的知觉，是因为大脑在不同的时刻处在不同的状态，进而对相同的刺激产生了不同的神经活动。自发 EEG 并不是由外界刺激诱发的，而是大脑无时无刻都在进行的、自发产生的神经活动，因此常常被认为反映了大脑处在何种状态（Ruhnau, Hauswald, & Weisz, 2014; Steriade, McCormick, & Sejnowski, 1993; Ward, 2003）。从自发 EEG 中可以提取出不同频率的神经振荡（neural oscillation），即以不同节律不断进行强弱变化的神经活动。其中 10 Hz 左右（8～13 Hz）的自发神经振荡被称为 alpha 振荡，是人类在清醒状态下最主要的一种神经振荡（Dalal et al., 2011; Jensen, Bonnefond, & VanRullen, 2012）。Alpha 振荡被认为与空间注意（如 Foster, Sutterer, Serences, Vogel, & Awh, 2017; Thut, Nietzel, Brandt, & Pascual-Leone, 2006; Worden, Foxe, Wang, & Simpson, 2000）、工作记忆（如 Bae, & Luck, 2018; Foster, Bsales, Jaffe, & Awh, 2017; Tran, Hoffner, LaHue, Tseng, & Voytek, 2016）等多种认知过程有关。近年来，研究者们开始尝试探究视觉刺激呈现前的 alpha 振荡是否影响对接下来的视觉刺激的加工和知觉的形成，并逐步对 alpha 振荡与视知觉的关系及其神经机制有了一定的了解。

本文将首先对 alpha 振荡的神经机制进行简介，然后沿着时间顺序，梳理前人对于刺激前 alpha 振荡与视知觉的关系的研究结果、理论解释及主要争论点，并对这一领域的后续研究方向提出我们的见解。

2 Alpha 振荡的神经机制

一般认为，从人类 EEG 信号中提取的神经振荡来源于周期性进行放电活动的神经元集群（Wang, 2010; Cohen, 2017）。若某个神经元集群内，神经元的周期性放电活动趋于同步，这些神经元对应的突触后神经元产生的突触后电位也会趋于同步，进而产生更强的周期性局

部场电位（local field potential, LFP），在头皮电极上记录到的 EEG 信号中某个频率（或频带）的神经振荡也会增强（Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007; Pfurtscheller, Stancak Jr, & Neuper, 1996; Varela, Lachaux, Rodriguez, & Martinerie, 2001）。从 EEG 中提取的神经振荡的强度通常使用能量（power）这一指标进行衡量，因此，神经振荡的能量被认为反映的是周期性放电的神经元集群活动的同步性，也被认为是某种神经活动或认知加工过程的强度指标。

大量研究证据从 EEG/MEG（Magnetoencephalography）层面（例如 Bonnefond & Jensen, 2012; Samaha & Postle, 2015; Sauseng, Klimesch, Doppelmayr, Pecherstorfer, Freunberger, & Hanslmayr, 2005）、LFP 层面（Bahramisharif et al., 2013; de Pesters et al., 2016; Dougherty, Cox, Ninomiya, Leopold, & Maier, 2017; Haegens, Nácher, Luna, Romo, & Jensen, 2011）和神经元层面（Dougherty et al., 2017; Haegens et al., 2011; Watson, Ding, & Buzsáki, 2018）将 alpha 振荡和抑制功能联系在一起，alpha 振荡被认为来源于以 10 Hz 左右的频率进行放电并释放抑制性神经递质的神经元集群。其中，最直接的证据来自于 Haegens 等人（2011）的研究。他们发现，LFP 中的 alpha 振荡活动能够使神经元的放电频率降低。因此，研究者们认为，alpha 振荡能量与抑制功能的强度有关：alpha 振荡能量越高，抑制性神经元集群活动的同步性越高，抑制功能越强（例如 Kelly, Lalor, Reilly, & Foxe, 2006; Sauseng, et al., 2005; Thut et al., 2006）。

由于产生神经振荡的神经元集群进行的是周期性的放电活动，具体到不同的时间点上，神经元集群的活动状态并不相同：在某些时间点上，大部分神经元正在进行放电，而在另一些时间点上，大部分神经元正处于静息状态。这种神经元集群活动状态的周期性变化导致我们能够在头皮上记录到周期性起伏的神经振荡信号。在某一时刻，振荡所处的状态被称为相位（phase; Klimesch, 2012; VanRullen, 2016）。从 EEG 信号中提取的神经振荡，一般以不同频率的余弦曲线来表示，而神经振荡的相位则可以理解为一个点沿着这条余弦曲线运动到某个时间点时所在的位置。标准的余弦曲线也可以看作是一个点沿着一个圆心为原点的圆的运动轨迹在 x 轴上的投影（图 1），因此振荡的相位可以用圆心角的角度来表示。对应到神经元集群的活动上，相位反映的是某个时刻神经元集群活动的状态：当神经振荡处在波峰相位时，进行放电活动的神经元数量达到最大；而当神经振荡处在波谷相位时，处在静息状态的神经元数量达到最大（Hanslmayr, Gross, Klimesch, & Shapiro, 2011）。对于 alpha 振荡，相位被认为反映了在不同时间抑制性神经元的活动状态，同时也反映了某一时刻抑制功能的强弱（Klimesch et al., 2007）。

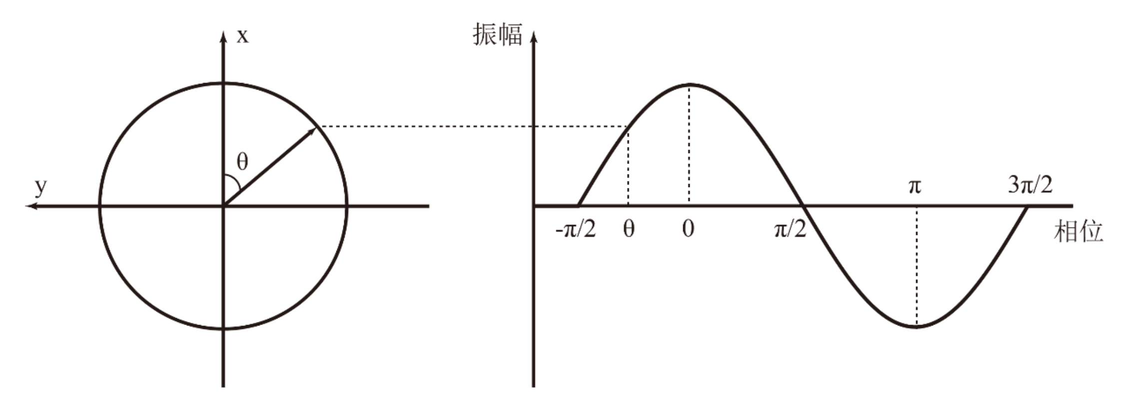


图 1 余弦曲线的一个周期及余弦振荡的相位与圆周运动的关系。

虽然目前对于 alpha 振荡的功能已有广泛的共识，但是对于 alpha 振荡起源于脑中的哪个区域仍有争议（Cohen, 2017; Klimesch, 2012），也有研究者认为 alpha 振荡存在多个起源（Haegens et al., 2015）。

3 刺激前 alpha 振荡能量与视知觉

Ergenogle 等人在 2004 年最早报告了刺激前 alpha 振荡能量可以预测被试能否成功探测知觉阈限附近强度的视觉刺激（Ergenoglu et al., 2004）。在 Ergenogle 等人的研究中，被试需要探测一个短暂呈现的光点，同时被试的 EEG 信号被记录。结果显示，相对于不能探测到光点的试次，在能探测到光点的试次中，刺激呈现前 1 秒内在枕区和顶区电极记录到的 alpha 振荡的能量更低。van Dijk 等人（2008）也发现了一致的结果。他们要求被试判断两个同心圆盘是否存在细微的灰度差异，结果发现，在刺激前 alpha 振荡能量低的试次中，被试探测到灰度差异的比例高于刺激前 alpha 振荡能量高的试次。

此后，类似的被试内效应被不同的研究者使用不同类型的感觉阈限附近刺激所重复（Achim, Bouchard, & Braun, 2013; Chaumon & Busch, 2014; Mathewson, Grattion, Fabiani, Beck, & Ro, 2009; Roberts, Fedota, Buzzell, Parasuraman, & McDonald, 2014; Romei, Gross, & Thut, 2010; 不同的结果也见 Babiloni, Vecchio, Bultrini, Luca Romani, & Rossini, 2005）。鉴于在探测任务中刺激前低 alpha 振荡能量与刺激的高击中率相关联，研究者们认为刺激前 alpha 振荡能量的高低可以影响对刺激的知觉精确程度。对于这一现象，一些研究者根据 alpha 振荡能量与清醒和警觉状态的关系（Makeig & Jung, 1996 ; Steriade et al., 1993），认为刺激前 alpha 振荡能量更低代表被试处于更加清醒或警觉的状态，大脑的兴奋性或唤起程度更高，因而能对即将出现的刺激进行更好的加工，最终表现为知觉任务表现的提高（如 Ergenogle

et al., 2004; Roberts et al., 2014）。另一些研究者则认为，alpha 振荡能量的变化反映了抑制作用的变化（如 Romei et al., 2010; van Dijk et al., 2008）。在空间注意任务中，注意侧视野的对侧大脑半球的 alpha 振荡能量比同侧大脑半球的更低，因此高 alpha 振荡能量被认为与对非注意刺激的抑制有关（如 Thut et al., 2006; Worden et al., 2000）。这些研究者认为，即使在与空间注意无关的知觉任务中，alpha 振荡可能也与抑制功能有关，即高能量的 alpha 振荡会抑制视觉信息的自下而上传输过程，从而导致被试的知觉任务表现下降。

值得注意的是，上述的研究结果均基于探测任务，被试进行的是“是或否”（是否有刺激呈现，或是否存在差异）的迫选任务，研究者或者比较击中与漏报试次的刺激前 alpha 振荡能量，或者比较刺激前高 alpha 振荡能量试次与低 alpha 振荡能量试次的击中率。根据信号检测论（Macmillan & Creelman, 2005），“刺激前 alpha 振荡能量的降低可以提高知觉精确程度”并不是对这些结果的唯一解释，还有一种可能的解释是反应偏好的改变：即刺激前 alpha 振荡能量的降低使被试更有可能作出“是”的判断（即报告有刺激呈现或刺激存在差异）；这将导致刺激前 alpha 振荡能量较低的试次中刺激的击中率更高，最终也将得到相比于虚报试次，击中试次的刺激前 alpha 振荡能量更低的结果。

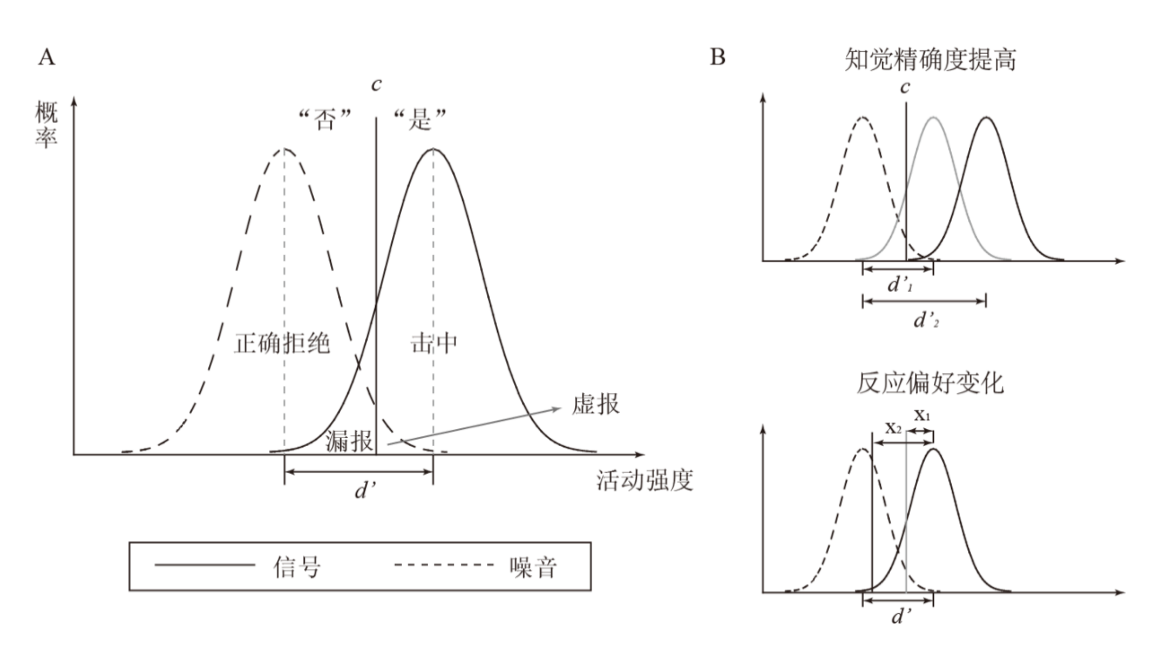


图 2　信号检测论对探测任务的神经机制的解释。A：信号（即目标刺激出现）及噪音（即目标刺激未出现或无意义的随机噪音刺激）诱发的神经活动强度的概率分布。c 为反应标准，当神经活动大于 c 时，个体会做出“是”的判断，无论该神经活动是信号还是噪音诱发的。d' 为分辨力，即区分信号与噪音的能力，在信号检测论模型中以信号和噪音的概率分布的差距表示。击中率和漏报率分别可用 c 右侧和左侧的、信号概率分布曲线下的面积所表示；虚报率和正确拒绝率分别可用 c 右侧和左侧的、噪音概率分布曲线下的面积所表示。B：击中率提高的两种可能，知觉精确度提高的机制为信号与噪音的概率分布之间的差距扩大(从 d'_1 到 d'_2)，导致 c 右侧的、

信号概率曲线以下的面积扩大，击中率提高；反应偏好的机制是信号与噪音的概率分布和 *c* 的位置关系（即图中的 x）发生变化（从 x_1 到 x_2），导致 *c* 右侧的、信号概率曲线和噪音概率曲线以下的面积扩大，即击中率和虚报率同时提高，但不伴随 *d'* 的变化。图中灰色线为变化前的基线状态，黑色线为变化后的状态。

要区分“视知觉精确程度提高”和“反应偏好变化”这两种解释，有两种方法。第一种方法是在探测任务中综合考虑击中率和虚报率，例如使用辨别力（*d'*）作为指标（图 2A）。若刺激前 alpha 振荡能量的降低会导致被试的知觉精确程度提高，那么在击中率提高的同时，虚报率降低或没有明显的变化，从而导致辨别力提高（图 2B 上）；若刺激前 alpha 振荡能量的降低导致被试更偏好于做出“是”反应，那么在击中率提高的同时，虚报率也会提高，辨别力不会发生明显的变化（图 2B 下）。另一种方法则是使用辨别任务，要求被试报告呈现的刺激具体是哪一个。若刺激前 alpha 振荡能量与被试的知觉精确程度有关，那么在刺激前 alpha 振荡能量较低时，辨别任务正确率应该更高；若刺激前 alpha 振荡能量影响的是反应偏好，则无论刺激前 alpha 振荡能量如何变化，辨别任务的总体正确率不会发生显著改变。刺激前 alpha 振荡能量与被试在辨别任务中表现的关系，可以提供证据支持或质疑“知觉精确程度提高”的解释。

近年来的研究证据基本上不支持“刺激前 alpha 振荡能量与视知觉精确程度有关”的解释。例如，在 Limbach 和 Corballis（2016）的研究中，被试需要按不同的按键分别报告是否看到一个短暂呈现的菱形图案；研究者同时考虑被试的击中率、虚报率、辨别力、与刺激前 alpha 振荡能量的关系，发现刺激前较低的 alpha 振荡能量与较高的击中率有关，但也与较高的虚报率有关，而被试的辨别力在刺激前 alpha 振荡能量较高和较低的试次中没有显著差异。在 Iemi, Chaumon, Crouzet 和 Busch（2017）的研究中，被试或完成一个光栅探测任务（通过按不同按键报告是否探测到一个微弱的光栅刺激），或先后完成光栅位置分辨任务和光栅朝向分辨任务（通过按不同按键报告光栅呈现的位置或朝向）；研究者在光栅探测、光栅位置分辨和光栅朝向分辨三种不同的知觉任务中探究刺激前 alpha 振荡能量与视知觉能力的关系，发现刺激前 alpha 振荡能量的变化虽然与探测任务中的击中率有关，但与探测任务中的辨别力无关，也与辨别任务中的辨别正确率无关。其他一些使用辨别任务的研究也得到类似的结果，即刺激前 alpha 振荡能量不影响被试的辨别正确率（如 Benwell et al., 2017; Samaha, Iemi, & Postle, 2017）。此外，通过拟合被试在刺激前不同 alpha 振荡能量水平下的心理物理曲线，Chaumon 与 Busch（2014）发现，刺激前 alpha 振荡能量的变化对被试心理物理曲线的影响更符合反应偏好变化的模型所预测，而与辨别力变化的模型所预测的不符。

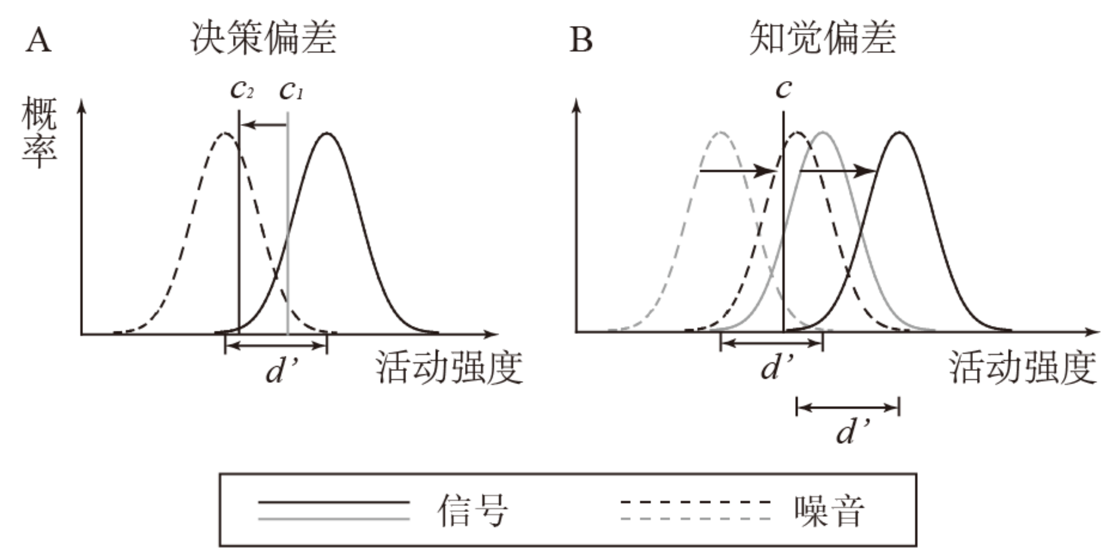


图 3 在探测任务中，决策偏差和知觉偏差两种假说对刺激前 alpha 振荡能量降低造成的影响的解释。A：决策偏差的假说认为，刺激前 alpha 振荡的降低会导致个体采用更激进的反应标准进行判断（即 *c* 的降低，从 c_1 到 c_2），神经活动强度超过一个更低的标准即可使个体作出“是”判断。B：知觉偏差假说认为，刺激前 alpha 振荡的降低会导致视皮层的基础活动强度提高，体现为信号和噪音诱发的神经活动强度均被同等增强（从灰色曲线到黑色曲线），两个概率分布之间的差距（即 *d'*）不发生变化。两种假说都会导致个体作出“是”判断的频率提高，表现为击中率和虚报率同时提高。

这些研究结果除了提供了质疑“刺激前 alpha 振荡能量与视知觉能力有关”的证据外，也带来的一个新的问题，即刺激前 alpha 振荡能量的变化究竟反映了怎样的生理心理变化。上述研究认为，在探测任务中，alpha 振荡能量的降低与被试更偏好于报告探测到刺激有关。Witt, Taylor, Sugovic 和 Wixted（2015）的研究指出，这种探测任务中反应偏好的改变有两种可能的机制：决策偏差（decision bias）和知觉偏差（perceptual bias）。前者认为，反应偏好的变化来自于反应标准（*c*）的改变，如果反应标准降低，那么被试进行“是”判断时的神经活动强度需要超过的阈限更小，导致被试作出“是”判断的频率将会提高（图 3A）；后者认为，反应偏好的变化来自噪音和信号诱发的神经活动强度发生同样的变化，如果噪音和信号诱发的神经活动被同等增强，那么神经活动高于反应标准的可能性将提高，导致被试将作出更多的“是”判断（图 3B）。Witt 等人同时指出，使用常规的探测任务和辨别任务均无法对这两种机制进行区分。在 Limbach 和 Corballis 的研究中（Limbach & Corballis, 2016），虽然研究者更支持决策偏差假说，但同时也认为，他们使用的探测任务无法有效区分这两种解释。类似的，虽然 Iemi 等人（2017）认为知觉偏差假说能够同时解释其研究中探测任务和辨别任务的结果，但他们的研究也无法区分知觉偏差和决策偏差这两种假说。

最近的一项研究中，Iemi 与 Busch（2018）尝试对知觉偏差和决策偏差这两种解释进行区分。研究者采用了新的探测任务范式，即“两区间迫选”（two-interval forced choice）的探测任务：在一个试次中存在一前一后两个时间区间，两个时间区间中只有一个时间区间有目标刺激呈现，另一个时间区间则不呈现任何刺激，被试需要通过按不同的按键判断目标刺激出现在哪一个时间区间内。在这种范式中，大脑需要对比两个区间内的神经活动强弱来确定目标出现在哪个区间。其研究逻辑是：若刺激前 alpha 振荡能量与视皮层的基础活动强度有关，那么被试在“两区间迫选”探测任务中的表现将会受到两个区间前的 alpha 振荡能量的大小关系的影响；若刺激前振荡能量与被试的反应标准有关，那么被试的行为表现不会受到两个区间前的 alpha 振荡能量的大小关系的影响（图 4）。结果显示，被试反应正确的试次中，目标出现的时间区间前的 alpha 振荡能量低于无目标出现的时间区间前的 alpha 振荡能量，而在反应错误的试次中则刚好相反，即无目标出现的时间区间前的 alpha 振荡能量更低。也就是说，被试在有无目标呈现的区间前的 alpha 振荡能量的大小关系与被试反应正确的可能性有关。这一研究结果更支持知觉偏差假说，即 alpha 振荡能量的改变影响了视皮层的基础活动强度。

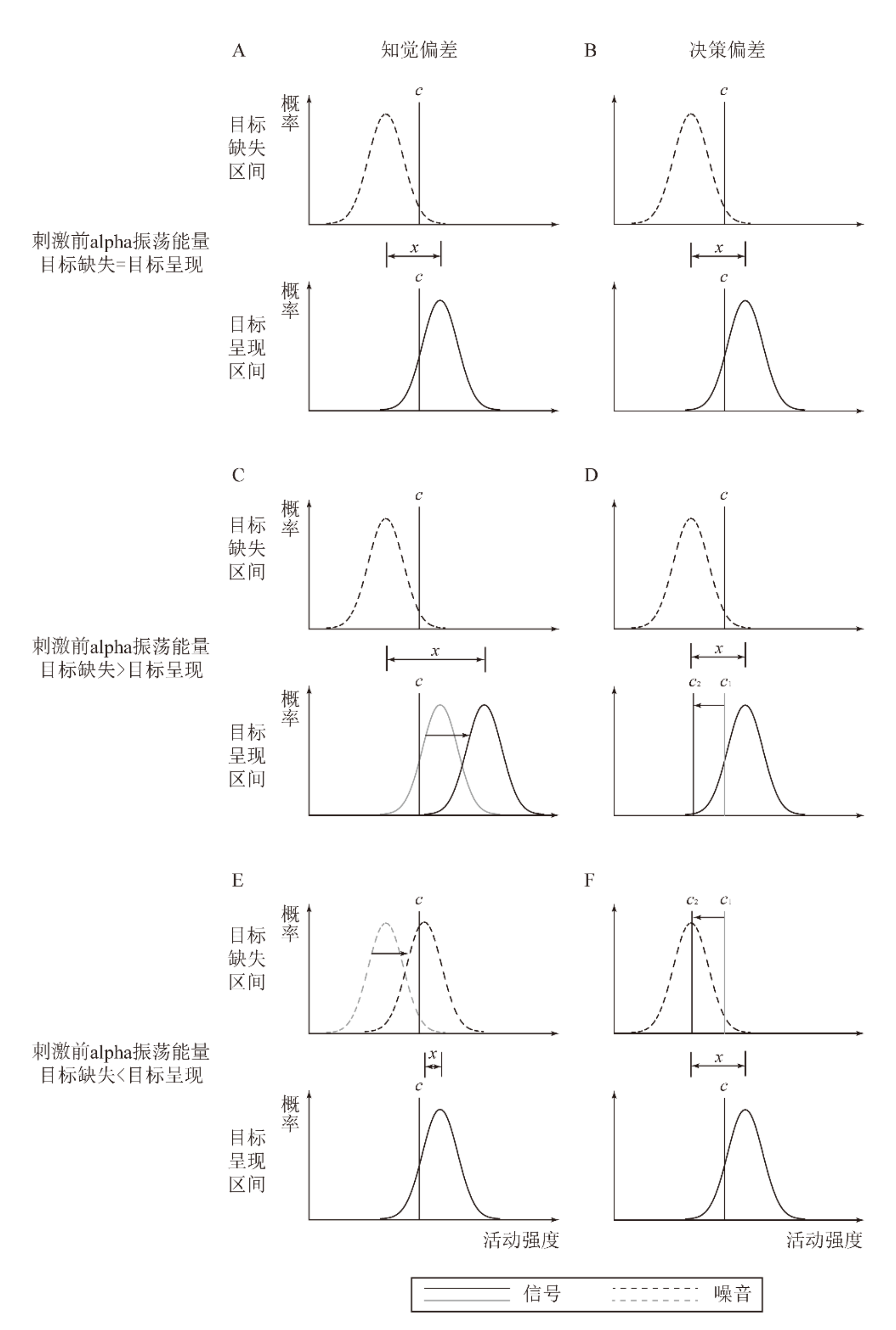


图 4 “两区间迫选”探测任务的研究逻辑。完成“两区间迫选”探测任务最有效的方法是比较两个区间之间神经活动的强弱，并报告刺激出现在神经活动较强的区间。被试判断的正确率与目标呈现区间的神经活动强度大于目标缺失区间强度的概率呈正相关，在信号检测论模型中，这一概率与目标呈现区间和目标缺失区间的神经活动的概率分布曲线之间的距离（即图中的 x）呈正相关。A，B：目标缺失区间和目标呈现区间前的 alpha 振荡能量完全相等时，两个区间的神经活动强度的概率分布，用于与其他状态进行比较。C：如果目标呈现区间前的 alpha 振荡能量更低，根据知觉偏差假说，与 A 情况相比，目标刺激诱发的神经活动将会增强(即目标呈现区间的神经活动强度概率分布曲线从灰线处移动到黑线处)，导致 x 增大，被试的判断正确率提高。D：如果目标呈现区间前的 alpha 振荡能量更低，根据决策偏差假说，与 B 情况相比，此时被改变的只有反应标准（即目标呈现区间的反应标准从 c_1 移动到 c_2），x 不变，被试的判断正确率不会发生明显变化。E：如果目标缺失区间前的 alpha 振荡能量更低，根据知觉偏差假说，与 A 情况相比，此时目标缺失区间的神经活动增强(即目标缺失区间的神经活动强度概率分布曲线从灰色虚线处

移动到黑色虚线处），导致 x 变小，被试的判断正确率降低。F：如果目标缺失区间前的 alpha 振荡能量更低，根据决策偏差假说，与 B 情况相比，此时目标呈现区间的反应标准从 c_1 移动到 c_2，x 仍然没有改变，被试的判断正确率依然不会发生明显变化。

总而言之，关于刺激呈现前 alpha 振荡能量与视知觉关系的一系列研究最终表明，刺激前 alpha 振荡能量不影响知觉的精确程度。对于刺激前 alpha 振荡能量对阈值附近强度的微弱刺激的探测率的影响，目前认为可能来自于视皮层的基础活动强度变化。Alpha 振荡能量越高，视皮层的基础活动越低，因此后续出现的视觉刺激更难被加工，微弱的刺激将难以被知觉到。而当 alpha 振荡能量较低时，视皮层活动水平较强，微弱的刺激所诱发的神经活动变强，因而更容易被探测到；但同时，刺激不呈现时的神经活动也得到了加强，产生“刺激呈现”的错觉的可能性也同样增大，最终导致知觉的精确程度不受影响。

值得注意的是，尽管此前的研究没有在被试内的比较中发现证据支持知觉准确度会受到刺激前 alpha 振荡能量的影响，但是，有研究通过被试间的比较发现，刺激前的平均 alpha 振荡能量水平与知觉任务中的整体任务表现存在负相关。Limbach 和 Corballis（2016）发现，在探测任务中刺激前平均 alpha 振荡能量越低的被试，其辨别力越高。Hanslmayr 等人发现，辨别任务表现更好的被试其刺激前 alpha 振荡能量的均值显著低于表现较差的被试（Hanslmayr et al., 2005），被试的任务表现在样本中的等级（rank）也与被试的刺激前平均 alpha 振荡能量的等级存在负相关（Hanslmayr et al., 2007）。Hanslmayr 等人（2007）将刺激前平均 alpha 振荡能量称之为持续 alpha 振荡（tonic alpha）能量，并认为持续 alpha 震荡的强度可能反映了被试的知觉能力水平。而 Klimesch（2012）则认为刺激前平均 alpha 振荡能量水平反映了预期注意（anticipatory attention）的能力，即一种维持目标相关信息以促进目标呈现后加工过程的能力；刺激前平均 alpha 振荡能量水平越低，代表了预期注意能力越强。目前，对于这种刺激前 alpha 振荡能量的平均水平反映了怎样的神经机制，以及与每个试次前的 alpha 振荡是否有相同的来源和功能，仍没有一致的结论，需要进一步探索。

4 刺激前 alpha 振荡相位与视知觉

刺激前的神经振荡能量反映的是一段时间内较为稳定的神经活动的状态，一般情况下不会随着时间发生急剧的变化。但是，神经振荡是随着时间不断变化的周期性神经活动，如果对刺激前 alpha 振荡的相位进行更加精细的研究，是否有可能进一步揭示刺激前 alpha 振荡与视知觉的关系？

对刺激前 alpha 振荡相位与视知觉的研究最早可以追溯到上世纪 60 年代。当时已有研究者发现，若一个阈上视觉刺激在枕区 EEG alpha 振荡处在波峰时呈现，被试探测这个刺激并作出反应所需的时间更长，而若视觉刺激在 alpha 振荡处在波谷时呈现，被试的反应时会更短（Callaway & Yeager, 1960; Dustman & Beck, 1965; 近期对该结果的重复请见 Drewes & VanRullen, 2011; Hamm, Dyckman, McDowell, & Clementz, 2012）。这些研究提示 alpha 振荡的相位可能会影响大脑对视觉信息的加工。

在近期的一些研究中，研究者们使用强度在阈限附近的视觉刺激来探究刺激前 alpha 振荡相位与视知觉的关系。Mathewson 等人（2009）的研究要求被试探测一个短暂呈现的光点刺激，结果显示，被探测到的刺激在呈现时绝大部分集中在枕区 EEG alpha 振荡的波谷附近，而未被探测到的刺激在呈现时大多集中在 alpha 振荡的波峰附近。在另一项研究中，Busch, Dubois 和 VanRullen（2009）同样要求被试探测一个短暂呈现的光点。研究者使用试次间的相位一致性（inter-trial coherence，也被称为 phase-locking index；武侠等，2018）作为不同试次中刺激呈现前短暂时间内的 alpha 振荡相位相同程度的指标，发现刺激被探测到的试次和刺激未被探测到的试次都在刺激呈现前的短暂时间内有较强的枕区 alpha 振荡相位一致性，且两种条件的相位是相反的（相差 π 弧度），这与 Mathewson 等人（2009）的研究结果一致。

后续的研究采用多种方法，继续探究刺激前 alpha 振荡相位与视知觉任务表现之间的关系。一些研究者尝试探究刺激前 alpha 振荡相位与视知觉任务表现之间的共变关系是不是一种因果关系，即是否刺激前 alpha 相位的不同导致了对刺激知觉的不同。在 Mathewson, Fabiani, Grattion, Beck 和 Lleras（2010）的研究中，在目标刺激出现前被试将会看到一段以 12 Hz 闪烁的圆环刺激。由于频闪的视觉刺激会诱发相同频率的稳态视诱发电位（steady-state visual evoked potential; Herrmann, 2001），研究者希望以此操控刺激前 alpha 振荡相位，并通过改变目标刺激呈现的时刻与频闪刺激的最后一次闪烁之间的时间间隔，探究被试的探测任务表现是否受到影响。该研究发现，当目标刺激在最后一个频闪刺激呈现后 83 ms 出现时，被试对目标刺激的击中率和辨别力均达到最高，而这个时间间隔恰好与两个频闪刺激之间的间隔时间相等。研究者认为，刺激前的频闪刺激改变了视敏度的变化周期，而后续的刺激出现时刻处在这个变化周期的不同位置，决定了这个刺激被加工和感知的程度。但是，Mathewson 等人（2010）的研究中没有记录被试的 EEG 信号，缺少直接的证据证明刺激前 EEG alpha 振荡相位与视知觉的因果关系。后续的研究中，Mathewson 及其同事发现 12 Hz 的频闪刺激确实可以改变 12 Hz 的自发 EEG 振荡相位，同时也发现了对频闪刺激后的目标

刺激的探测是否成功与 12 Hz 的 EEG 振荡相位有关，这就为刺激前 EEG alpha 振荡相位与视知觉的因果关系提供了一定的直接证据（Mathewson et al., 2012）。

Dugué, Marque 和 VanRullen（2011）采用直接刺激视皮层的方法来探究刺激前 alpha 振荡相位与视知觉之间是否存在因果关系。在他们的研究中，研究者以恰好能使被试产生光幻视（phosphene）的磁场强度，对被试的右侧枕叶皮层施加单次经颅磁刺激（transcranial magnetic stimulation，以下简称 TMS），被试需要报告自己是否产生了光幻视。对被试在实验过程中的 EEG 信号进行分析后，研究者发现，在能产生光幻视和不能产生光幻视的 TMS 施加之前的 400 ms 内，被试的枕区和额中区的 alpha 振荡相位存在显著差异，即枕区和额中区的 alpha 振荡相位与被试能否产生光幻视存在关联。研究者认为，alpha 振荡的相位反映了视皮层的兴奋程度，因而在不同的 alpha 振荡相位施加 TMS，产生光幻视的可能性会有所不同。

另外一些研究者则尝试探究在其他任务状态下的视知觉是否同样会受到刺激前 alpha 振荡相位的影响。Busch 与 VanRullen（2010）在一个空间线索任务中发现，被试能否探测到被提示位置的微弱视觉刺激与刺激呈现前的 alpha 振荡相位有关。在该研究中，被试对线索提示位置出现的刺激的击中率与刺激呈现前 400 到 100 ms 额区中央的 7 Hz 左右振荡（在一些研究中也会被称为低 alpha 振荡或者 theta 振荡）的相位存在相关。Harris, Dux 和 Mattingley（2018）进一步发现，在空间线索任务中，无论对于线索提示位置出现的刺激还是非线索提示位置出现的刺激的探测，都与刺激呈现前的 alpha 振荡相位有关。此外，在涉及到不同空间位置视觉信息整合的任务中，也发现了 alpha 振荡相位与视知觉的相关（Hanslmayr, Volberg, Wimber, Dalal, & Greenlee, 2013）。在该研究中，研究者要求被试探测在光栅阵列中是否存在轮廓图案，发现被成功探测的刺激阵列与没有被探测到的相比，在刺激阵列呈现前 250 ms 左右 7 Hz 振荡的相位之间存在显著的差异。还有研究发现，刺激前 alpha 振荡相位不影响被试在辨别任务中的表现（Benwell et al., 2017），因此可能与 alpha 振荡能量相似，alpha 振荡相位仅调控视皮层的基础兴奋性，而不改变知觉的精确程度。

对于刺激前 alpha 振荡相位影响视知觉的神经机制，最被广为接受的观点是 alpha 振荡相位反映了抑制功能在不同时间的强弱。Klimesch 的“抑制定时”（inhibition-timing）假说提出，alpha 振荡除了有抑制的功能外，还有“定时”的功能（Klimesch, et al., 2007; Klimesch, 2012）。该假说认为，一个神经元是否发放神经冲动，取决于这个神经元的兴奋性和它所受到抑制的强度。当一个神经元受到的抑制大于其自身的兴奋性，那么这个神经元将无法发放神经冲动；反之，若神经元受到的抑制没有超过其自身的兴奋性，那么这个神经元将能够以

一定频率发放神经冲动。Alpha 振荡则是这些神经元受到的抑制的来源。由于 alpha 振荡是随着时间不断变化强度的神经活动，因此对神经元的抑制作用会随着时间发生上下浮动，其与神经元兴奋性之间的强弱关系也会随着时间而变化，最终导致神经元周期性地处在兴奋与抑制的状态（图 5）。Alpha 振荡的“定时”功能就表现在这种控制神经元活动周期上，alpha 振荡的相位决定了神经元何时能够发放神经冲动，何时不能。

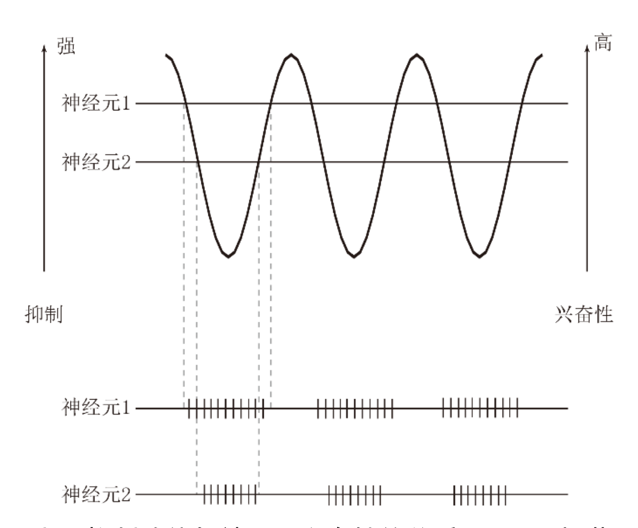


图 1　抑制定时理论。上：抑制功能与神经元兴奋性的关系。Alpha 振荡反映了抑制作用随着时间的强弱变化（余弦曲线），在某些时段抑制作用的强度高于神经元的兴奋性（两条水平线分别代表两个神经元的兴奋性）。下：抑制作用和神经元兴奋性的强弱关系导致了神经元周期性交替处于兴奋和抑制状态。当抑制作用弱于神经元兴奋性时，神经元能够发放神经冲动；而当抑制作用强于神经元兴奋性时，神经元无法发放神经冲动。图中一条竖线代表一次神经冲动的发放。[图引用并修改自 Klimesch et al. (2007)]

根据抑制定时假说，刺激前 alpha 振荡对视知觉的影响可以解释为刺激呈现时脑神经元的状态影响了知觉结果。若在某个时刻，alpha 振荡所代表的抑制作用高于神经元的兴奋性，神经元难以发送神经冲动，此时外界输入的视觉信息将难以被有效加工，最终体现为在某些相位时，阈限附近的视觉刺激被探测到的可能性较低（Busch et al., 2009, 2010; Mathewson et al., 2009, 2012; Harris et al., 2018），以及个体对阈上刺激的反应时间增长（Callaway & Yeager, 1960; Drewes & VanRullen, 2011; Dustman & Beck, 1965; Hamm et al., 2012）。反之，在另外一些 alpha 振荡相位，神经元受到的抑制较弱，若视觉刺激在此时出现将很容易激活神经元，从而对这个刺激的加工过程没有受阻，导致该刺激更有可能被探测到。总的来说， alpha 振荡相位对脑神经元何时能发放神经冲动进行了“定时”，一个微弱的刺激能否被探测到，取决于它的出现时间恰好落在哪种神经元状态下。

但是，抑制定时理论并没有假设 alpha 振荡抑制的是什么区域的神经元活动。已有的关

于 alpha 振荡相位的研究结果中，能影响视知觉的 alpha 振荡大多来源于枕区和顶区（例如 Mathewson et al., 2010; Mathewson et al., 2012; Dugué et al., 2011; Harris et al., 2018），但也有相当一部分 alpha 振荡来源于额区（Busch, Dubois, & VanRullen, 2009; Busch & VanRullen, 2010; Hanslmayr et al., 2013）。这带来了一个问题：alpha 振荡相位影响的是从视觉刺激输入到做出反应过程中的哪个阶段？换句话说，alpha 振荡相位影响的是视觉信息加工的过程，还是影响的反应过程？

近期的一些研究可以对“alpha 振荡相位影响了什么加工过程”这个问题给予一些提示。Brüers 与 VanRullen（2018）认为，对视知觉影响最大的不应该是刺激呈现时或呈现前 alpha 振荡的相位，而是刺激正在被加工时的 alpha 相位。他们根据被试的 EEG 脉冲响应函数（impulse response function）构造了被试在观看一段亮度随机变化的刺激序列时的 EEG 信号，随后在这段刺激序列中插入一个短暂呈现的目标刺激，让被试观看这段带有目标刺激的刺激序列，同时记录被试的 EEG 信号。研究者对比构造的无目标时的 EEG 信号和实际记录到的有目标时的 EEG 信号，发现对视知觉影响最大的相位是在目标刺激呈现后约 75 ms 时的相位。也有研究显示，刺激前 125 ms 的枕区 alpha 振荡相位能影响刺激呈现后 100 ms 内的 ERP 的峰潜伏期（Hülsdünker, Strüder, & Mierau, 2018）。另外，Hanslmayr 等人（2013）发现，刺激前 alpha 振荡相位可以预测外侧枕叶与顶内沟的功能性连接强度。这些结果提示，alpha 振荡的抑制功能可能作用于早期的视觉信息加工阶段，而不是作用于晚期的反应阶段。

总之，目前的研究发现刺激前 alpha 振荡相位可以预测被试的知觉探测任务表现，且这些研究结果支持抑制定时假说，但对于 alpha 振荡相位具体调控了怎样的知觉加工过程，还需要进一步深入的研究。

5 小结与展望

综上，目前的研究认为，刺激前 alpha 振荡能量可能反映了视皮层的基础活动水平，alpha 振荡能量越高，视皮层激活程度越低，对后续出现的视觉刺激的加工可能会受到阻碍，使人无法探测到一些微弱的刺激；alpha 振荡能量越低，视皮层的活动水平越高，虽然能让人探测到一些微弱的刺激，但同时也有一定可能让人产生错觉。因此，刺激前 alpha 振荡能量虽然能影响视觉信息的加工过程，但并没有提高知觉的精确性。Alpha 振荡相位则反应了神经元兴奋性的周期性变化：在某些时间段，神经元因受到抑制而不容易被外界刺激所激活；而在另一些时间段，神经元受到的抑制减弱，神经元更容易因外界刺激输入而活动。外界刺激

出现时，由于神经元兴奋性的不同，我们对其知觉也有所不同。

我们认为，关于 alpha 振荡的功能及其对视知觉的影响机制，仍有以下一些问题值得进一步探究。

第一个问题是，刺激前 alpha 振荡来源于大脑中的哪些区域，以及在哪些区域产生作用。目前的研究虽然关注于枕区和顶区的 alpha 振荡与视知觉的关系，但如前文所述，也有研究者发现，对视知觉有显著影响的刺激前 alpha 振荡发生在额区。值得注意的是，额区 alpha 振荡效应显著的时间窗口一般比枕区和顶区 alpha 振荡的效应更早。以往研究有报告，若被试没有探测到目标刺激时，刺激呈现前额区和枕顶区之间的 alpha 振荡相位同步性较强（Hanslmayr et al., 2007），也有研究报告额区的 alpha 振荡可以预测枕区和顶区的神经活动（Hanslmayr et al., 2013）。近年来，大量动物研究和人类研究均报告 alpha 振荡可能与自上而下的反馈信号有关（Michalareas et al., 2016; van Kerkoerle et al., 2014; Bonaiuto et al., 2018）。这些研究结果提示了一种可能，即额区为 alpha 振荡的来源，而枕区和顶区为 alpha 振荡作用的区域。对这一问题的深入探究可以让我们明确 alpha 振荡所反映的抑制作用的来源及其作用范围，进一步了解 alpha 振荡可能抑制了哪些神经活动和认知加工过程。

第二个问题是，影响不同的认知任务的 alpha 振荡是否有相同的来源及相同的功能。如引言中所提到的，alpha 振荡不仅影响了视知觉任务的表现，也被发现与空间注意、工作记忆等认知功能有关。例如，在工作记忆任务中，测试刺激呈现前的维持（retention）阶段，枕区和顶区的 alpha 振荡能量会升高（Bastiaansen, Posthuma, Groot, & De Geus, 2002; Jensen, Gelfand, Kounios, & Lisman, 2002），且维持阶段的 alpha 振荡被发现与工作记忆能力有关（Leenders, Lozano-Soldevilla, Roberts, Jensen, & De Weerd, 2016; Tran et al., 2016; Wang, Tseng, Liu, & Tsai, 2017），因此维持阶段的 alpha 振荡被认为与抑制无关信息干扰有关。有研究者认为，视野中不同物体的表征发生在不同的 alpha 振荡相位上，而 alpha 振荡的能量决定了有多少刺激可在一个 alpha 振荡周期内被表征，因此 alpha 振荡可能对工作记忆的编码阶段有所影响（Jensen, Gips, Bergmann, & Bonnefond, 2014）。但也有研究者发现可以根据 alpha 振荡能量在头皮上的地形分布解码被试正在注意的空间位置（Foster et al., 2017）以及正在工作记忆中维持的空间信息（Bae, & Luck, 2018; Foster et al., 2017），认为 alpha 振荡的功能可能不仅是抑制（Foster & Awh, 2018）。此外，如前所述，每个试次前的 alpha 振荡能量和每个被试的平均刺激前 alpha 振荡能量对视知觉有不一样的影响。目前的研究还不能确定神经振荡中是否存在来源和功能不同的 alpha 振荡。假如影响这些认知功能的 alpha 振荡是不同的，那么这些 alpha 振荡分别来源于什么脑区，功能分别是什么，大脑如何让这些不同的

alpha 振荡之间互不干扰？如果这些 alpha 振荡有相同的来源和功能，那么这个相同的来源和功能是什么？譬如，在空间注意任务和视知觉任务中都发现 alpha 振荡与抑制功能有关，如果这种抑制功能是相同的，那么被抑制的是什么神经心理过程？研究这一问题可以使我们对 alpha 振荡反映了怎样的生理心理过程有更加深入的理解，同时也可能为研究不同的认知功能之间的相互作用提供一个媒介。

最后一个问题是，刺激前 alpha 振荡如何影响刺激后的神经活动。对刺激前 alpha 振荡的研究有一个前提假设，即刺激前 alpha 振荡的不同能量和相位反映了大脑处在不同的状态，而大脑状态的不同会导致视觉信息诱发的神经活动不同。以往研究绝大部分都只关注刺激前 alpha 振荡对行为表现的影响，只有少数研究探究了刺激前 alpha 振荡对早期 ERP 成分的影响（Gruber et al., 2014; Hülsdünker et al., 2018; Jansen & Brandt, 1991; Risner, Aura, Black, & Gawne, 2009）。而对刺激前 alpha 振荡能否影响早期 ERP 成分仍有一些争议，有研究报告刺激前 alpha 振荡相位不影响视觉诱发电位（Risner et al., 2009）。近年来一些研究发现，周期性的外部刺激，包括周期性经颅磁刺激（rhythmic transcranial magnetic stimulation, rTMS）、经颅交流电刺激（transcranial alternating current stimulation, tACS）和频闪视觉刺激等，可以影响自发神经振荡，产生刺激诱发的节律同步性（entrainment）——自发神经振荡与外部刺激的节律同步化的现象（综述见 Thut, Schyns, & Gross, 2011; Vosskuhl, Strüber, & Herrmann, 2018）。这些技术有助于我们操纵刺激前的自发 alpha 振荡，从而更好地探究刺激前后的神经活动的关系以及这些神经活动对行为表现的影响，加深我们对视觉加工的时间进程以及从刺激加工到行为反应的整个认知加工过程的认识。

参考文献

武侠, 钟楚鹏, 丁玉珑, 曲折. (2018). 利用时频分析研究非相位锁定脑电活动. *心理科学进展*, *26*(8), 1349–1364.

Achim, A., Bouchard, J., & Braun, C. M. (2013). EEG amplitude spectra before near threshold visual presentations differentially predict detection/omission and short-long reaction time outcomes. *International Journal of Psychophysiology*, *89*(1), 88–98.

Babiloni, C., Vecchio, F., Bultrini, A., Luca Romani, G., & Rossini, P. M. (2005). Pre-and poststimulus alpha rhythms are related to conscious visual perception: A high-resolution EEG study. *Cerebral Cortex*, *16*(12), 1690–1700.

Bae, G. Y., & Luck, S. J. (2018). Dissociable decoding of spatial attention and working memory from EEG

oscillations and sustained potentials. *Journal of Neuroscience*, *38*(2), 409–422.

Bahramisharif, A., van Gerven, M. A., Aarnoutse, E. J., Mercier, M. R., Schwartz, T. H., Foxe, J. J., ... & Jensen, O. (2013). Propagating neocortical gamma bursts are coordinated by traveling alpha waves. *Journal of Neuroscience*, *33*(48), 18849–18854.

Bastiaansen, M. C., Posthuma, D., Groot, P. F., & De Geus, E. J. (2002). Event-related alpha and theta responses in a visuo-spatial working memory task. *Clinical Neurophysiology*, *113*(12), 1882–1893.

Benwell, C. S., Tagliabue, C. F., Veniero, D., Cecere, R., Savazzi, S., & Thut, G. (2017). Prestimulus EEG power predicts conscious awareness but not objective visual performance. *eNeuro*, *4*(6).

Bernat, E., Shevrin, H., & Snodgrass, M. (2001). Subliminal visual oddball stimuli evoke a P300 component. *Clinical Neurophysiology, 112*(1), 159–171.

Brüers, S., & VanRullen, R. (2017). At what latency does the phase of brain oscillations influence perception?. *eNeuro*, *4*(3).

Busch, N. A., Dubois, J., & VanRullen, R. (2009). The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, *29*(24), 7869–7876.

Busch, N. A., & VanRullen, R. (2010). Spontaneous EEG oscillations reveal periodic sampling of visual attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(37), 16048–16053.

Bonaiuto, J. J., Meyer, S. S., Little, S., Rossiter, H., Callaghan, M. F., Dick, F., ... & Bestmann, S. (2018). Lamina-specific cortical dynamics in human visual and sensorimotor cortices. *eLife*, *7*, e33977.

Bonnefond, M., & Jensen, O. (2012). Alpha oscillations serve to protect working memory maintenance against anticipated distracters. *Current Biology*, *22*(20), 1969–1974.

Callaway, E., & Yeager, C. L. (1960). Relationship between reaction time and electroencephalographic alpha phase. *Science*, *132*(3441), 1765–1766.

Chaumon, M., & Busch, N. A. (2014). Prestimulus neural oscillations inhibit visual perception via modulation of response gain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(11), 2514–2529.

Cohen, M. X. (2017). Where does EEG come from and what does it mean?. *Trends in Neurosciences*, *40*(4), 208–218.

Dalal, S. S., Vidal, J. R., Hamamé, C. M., Ossandón, T., Bertrand, O., Lachaux, J. P., & Jerbi, K. (2011). Spanning the rich spectrum of the human brain: slow waves to gamma and beyond. *Brain Structure and Function*, *216*(2), 77–84.

de Pesters, A., Coon, W. G., Brunner, P., Gunduz, A., Ritaccio, A. L., Brunet, N. M., ... & Schalk, G. (2016). Alpha

power indexes task-related networks on large and small scales: A multimodal ECoG study in humans and a non-human primate. *Neuroimage*, *134*, 122–131.

Devrim, M., Demiralp, T., & Kurt, A. (1997). The effects of subthreshold visual stimulation on P300 response. *Neuroreport, 8*(14), 3113–3117.

Dougherty, K., Cox, M. A., Ninomiya, T., Leopold, D. A., & Maier, A. (2017). Ongoing alpha activity in V1 regulates visually driven spiking responses. *Cerebral Cortex*, *27*(2), 1113–1124.

Drewes, J., & VanRullen, R. (2011). This is the rhythm of your eyes: The phase of ongoing electroencephalogram oscillations modulates saccadic reaction time. *Journal of Neuroscience*, *31*(12), 4698–4708.

Dugué, L., Marque, P., & VanRullen, R. (2011). The phase of ongoing oscillations mediates the causal relation between brain excitation and visual perception. *Journal of Neuroscience*, *31*(33), 11889–11893.

Dustman, R. E., & Beck, E. C. (1965). Phase of alpha brain waves, reaction time and visually evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *18*(5), 433–440.

Ergenoglu, T., Demiralp, T., Bayraktaroglu, Z., Ergen, M., Beydagi, H., & Uresin, Y. (2004). Alpha rhythm of the EEG modulates visual detection performance in humans. *Cognitive Brain Research*, *20*(3), 376–383.

Foster, J. J., & Awh, E. (2018). The role of alpha oscillations in spatial attention: Limited evidence for a suppression account. *Current Opinion in Psychology*, *29*, 34–40.

Foster, J. J., Bsales, E. M., Jaffe, R. J., & Awh, E. (2017). Alpha-band activity reveals spontaneous representations of spatial position in visual working memory. *Current Biology*, *27*(20), 3216–3223.

Foster, J. J., Sutterer, D. W., Serences, J. T., Vogel, E. K., & Awh, E. (2017). Alpha-band oscillations enable spatially and temporally resolved tracking of covert spatial attention. *Psychological Science*, *28*(7), 929–941.

Gruber, W. R., Zauner, A., Lechinger, J., Schabus, M., Kutil, R., & Klimesch, W. (2014). Alpha phase, temporal attention, and the generation of early event related potentials. *Neuroimage*, *103*, 119–129.

Haegens, S., Barczak, A., Musacchia, G., Lipton, M. L., Mehta, A. D., Lakatos, P., & Schroeder, C. E. (2015). Laminar profile and physiology of the α rhythm in primary visual, auditory, and somatosensory regions of neocortex. *Journal of Neuroscience*, *35*(42), 14341–14352.

Haegens, S., Nácher, V., Luna, R., Romo, R., & Jensen, O. (2011). α-Oscillations in the monkey sensorimotor network influence discrimination performance by rhythmical inhibition of neuronal spiking. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(48), 19377–19382.

Hamm, J. P., Dyckman, K. A., McDowell, J. E., & Clementz, B. A. (2012). Pre-cue fronto-occipital alpha phase and distributed cortical oscillations predict failures of cognitive control. *Journal of Neuroscience*, *32*(20), 7034–

7041.

Hanslmayr, S., Aslan, A., Staudigl, T., Klimesch, W., Herrmann, C. S., & Bäuml, K. H. (2007). Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *Neuroimage*, *37*(4), 1465–1473.

Hanslmayr, S., Gross, J., Klimesch, W., & Shapiro, K. L. (2011). The role of alpha oscillations in temporal attention. *Brain Research Reviews*, *67*(1-2), 331–343.

Hanslmayr, S., Klimesch, W., Sauseng, P., Gruber, W., Doppelmayr, M., Freunberger, R., & Pecherstorfer, T. (2005). Visual discrimination performance is related to decreased alpha amplitude but increased phase locking. *Neuroscience Letters*, *375*(1), 64–68.

Hanslmayr, S., Volberg, G., Wimber, M., Dalal, S. S., & Greenlee, M. W. (2013). Prestimulus oscillatory phase at 7 Hz gates cortical information flow and visual perception. *Current Biology*, *23*(22), 2273–2278.

Harris, A. M., Dux, P. E., & Mattingley, J. B. (2018). Detecting unattended stimuli depends on the phase of prestimulus neural oscillations. *Journal of Neuroscience*, *38*(12), 3092–3101.

Herrmann, C. S. (2001). Human EEG responses to 1–100 Hz flicker: resonance phenomena in visual cortex and their potential correlation to cognitive phenomena. *Experimental Brain Research*, *137*(3-4), 346–353.

Hülsdünker, T., Strüder, H. K., & Mierau, A. (2018). The pre-stimulus oscillatory alpha phase affects neural correlates of early visual perception. *Neuroscience Letters*, *685*, 90–95.

Iemi, L., & Busch, N. A. (2018). Moment-to-Moment fluctuations in neuronal excitability bias subjective perception rather than strategic decision-making. *eNeuro*, *5*(3).

Iemi, L., Chaumon, M., Crouzet, S. M., & Busch, N. A. (2017). Spontaneous neural oscillations bias perception by modulating baseline excitability. *Journal of Neuroscience*, *37*(4), 807–819.

Jansen, B. H., & Brandt, M. E. (1991). The effect of the phase of prestimulus alpha activity on the averaged visual evoked response. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section*, *80*(4), 241–250.

Jensen, O., Bonnefond, M., & VanRullen, R. (2012). An oscillatory mechanism for prioritizing salient unattended stimuli. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(4), 200–206.

Jensen, O., Gelfand, J., Kounios, J., & Lisman, J. E. (2002). Oscillations in the alpha band (9–12 Hz) increase with memory load during retention in a short-term memory task. *Cerebral Cortex*, *12*(8), 877–882.

Jensen, O., Gips, B., Bergmann, T. O., & Bonnefond, M. (2014). Temporal coding organized by coupled alpha and gamma oscillations prioritize visual processing. *Trends in Neurosciences*, *37*(7), 357–369.

Kelly, S. P., Lalor, E. C., Reilly, R. B., & Foxe, J. J. (2006). Increases in alpha oscillatory power reflect an active

retinotopic mechanism for distracter suppression during sustained visuospatial attention. *Journal of Neurophysiology*, *95*(6), 3844–3851.

Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, *53*(1), 63–88.

Klimesch, W. (2012). Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(12), 606–617.

Koivisto, M., Grassini, S., Salminen-Vaparanta, N., & Revonsuo, A. (2017). Different electrophysiological correlates of visual awareness for detection and identification. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *29*(9), 1621–1631.

Leenders, M. P., Lozano-Soldevilla, D., Roberts, M. J., Jensen, O., & De Weerd, P. (2016). Diminished alpha lateralization during working memory but not during attentional cueing in older adults. *Cerebral Cortex*, *28*(1), 21–32.

Limbach, K., & Corballis, P. M. (2016). Prestimulus alpha power influences response criterion in a detection task. *Psychophysiology*, *53*(8), 1154–1164.

Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. (2005). *Detection theory: A user's guide* (2nd ed.). New York, NY: Psychology Press.

Makeig, S., & Jung, T. P. (1996). Tonic, phasic, and transient EEG correlates of auditory awareness in drowsiness. *Cognitive Brain Research*, *4*(1), 15–25.

Mathewson, K. E., Fabiani, M., Gratton, G., Beck, D. M., & Lleras, A. (2010). Rescuing stimuli from invisibility: Inducing a momentary release from visual masking with pre-target entrainment. *Cognition*, *115*(1), 186–191.

Mathewson, K. E., Gratton, G., Fabiani, M., Beck, D. M., & Ro, T. (2009). To see or not to see: Prestimulus α phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, *29*(9), 2725–2732.

Mathewson, K. E., Prudhomme, C., Fabiani, M., Beck, D. M., Lleras, A., & Gratton, G. (2012). Making waves in the stream of consciousness: entraining oscillations in EEG alpha and fluctuations in visual awareness with rhythmic visual stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(12), 2321–2333.

Michalareas, G., Vezoli, J., Van Pelt, S., Schoffelen, J. M., Kennedy, H., & Fries, P. (2016). Alpha-beta and gamma rhythms subserve feedback and feedforward influences among human visual cortical areas. *Neuron*, *89*(2), 384–397.

Pfurtscheller, G., Stancak Jr, A., & Neuper, C. (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band — an electrophysiological correlate of cortical idling: A review. *International Journal of Psychophysiology*, *24*(1-2), 39–46.

Risner, M. L., Aura, C. J., Black, J. E., & Gawne, T. J. (2009). The Visual Evoked Potential is independent of surface alpha rhythm phase. *Neuroimage*, *45*(2), 463–469.

Roberts, D. M., Fedota, J. R., Buzzell, G. A., Parasuraman, R., & McDonald, C. G. (2014). Prestimulus oscillations in the alpha band of the EEG are modulated by the difficulty of feature discrimination and predict activation of a sensory discrimination process. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(8), 1615–1628.

Romei, V., Gross, J., & Thut, G. (2010). On the role of prestimulus alpha rhythms over occipito-parietal areas in visual input regulation: Correlation or causation?. *Journal of Neuroscience*, *30*(25), 8692–8697.

Ruhnau, P., Hauswald, A., & Weisz, N. (2014). Investigating ongoing brain oscillations and their influence on conscious perception–network states and the window to consciousness. *Frontiers in Psychology*, *5*, 1230.

Rutiku, R., Aru, J., & Bachmann, T. (2016). General markers of conscious visual perception and their timing. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, 23.

Samaha, J., Iemi, L., & Postle, B. R. (2017). Prestimulus alpha-band power biases visual discrimination confidence, but not accuracy. *Consciousness and Cognition*, *54*, 47–55.

Samaha, J., & Postle, B. R. (2015). The speed of alpha-band oscillations predicts the temporal resolution of visual perception. *Current Biology*, *25*(22), 2985–2990.

Sauseng, P., Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R., & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping*, *26*(2), 148–155.

Steriade, M., McCormick, D. A., & Sejnowski, T. J. (1993). Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science*, *262*(5134), 679–685.

Thut, G., Nietzel, A., Brandt, S. A., & Pascual-Leone, A. (2006). α-Band electroencephalographic activity over occipital cortex indexes visuospatial attention bias and predicts visual target detection. *Journal of Neuroscience*, *26*(37), 9494–9502.

Thut, G., Schyns, P., & Gross, J. (2011). Entrainment of perceptually relevant brain oscillations by non-invasive rhythmic stimulation of the human brain. *Frontiers in Psychology*, *2*, 170.

Tran, T. T., Hoffner, N. C., LaHue, S. C., Tseng, L., & Voytek, B. (2016). Alpha phase dynamics predict age-related visual working memory decline. *Neuroimage*, *143*, 196–203.

van Dijk, H., Schoffelen, J. M., Oostenveld, R., & Jensen, O. (2008). Prestimulus oscillatory activity in the alpha band predicts visual discrimination ability. *Journal of Neuroscience*, *28*(8), 1816–1823.

van Kerkoerle, T., Self, M. W., Dagnino, B., Gariel-Mathis, M. A., Poort, J., Van Der Togt, C., & Roelfsema, P. R.

(2014). Alpha and gamma oscillations characterize feedback and feedforward processing in monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(40), 14332–14341.

VanRullen, R. (2016). Perceptual cycles. *Trends in Cognitive Sciences, 20*(10), 723–735.

Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(4), 229–239.

Vosskuhl, J., Strüber, D., & Herrmann, C. S. (2018). Non-invasive brain stimulation: a paradigm shift in understanding brain oscillations. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*.

Wang, C. H., Tseng, Y. T., Liu, D., & Tsai, C. L. (2017). Neural oscillation reveals deficits in visuospatial working memory in children with developmental coordination disorder. *Child Development*, *88*(5), 1716–1726.

Wang, X. J. (2010). Neurophysiological and computational principles of cortical rhythms in cognition. *Physiological Reviews*, *90*(3), 1195–1268.

Ward, L. M. (2003). Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(12), 553–559.

Watson, B. O., Ding, M., & Buzsáki, G. (2018). Temporal coupling of field potentials and action potentials in the neocortex. *European Journal of Neuroscience*, *48*(7), 2482–2497.

Wilenius, M. E., & Revonsuo, A. T. (2007). Timing of the earliest ERP correlate of visual awareness. *Psychophysiology*, *44*(5), 703–710.

Witt, J. K., Taylor, J. E. T., Sugovic, M., & Wixted, J. T. (2015). Signal detection measures cannot distinguish perceptual biases from response biases. *Perception*, *44*(3), 289–300.

Worden, M. S., Foxe, J. J., Wang, N., & Simpson, G. V. (2000). Anticipatory biasing of visuospatial attention indexed by retinotopically specific-band electroencephalography increases over occipital cortex. *Journal of Neuroscience*, *20*(RC63), 1–6.

The influences of prestimulus alpha oscillation on visual perception

ZHONG Chupeng[1]; QU Zhe[1]; DING Yulong[2]

([1] Department of Psychology, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510006, China)

([2] School of Psychology, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: Human perception to near-threshold visual stimuli is not always reliable. To investigate variability of visual perception and its neural mechanism, some researchers focus on the influences of prestimulus ongoing alpha oscillations (8~13 Hz) on visual perception. Recently, studies found that decrease of prestimulus alpha power associated with improvement of observers' detection rate, but no such effect on perception accuracy was found. In addition, phase of prestimulus alpha was reported to predict whether an observer can detect the following visual stimulus or not. Thus, power of prestimulus alpha is considered to reflect the excitability of visual cortex; decrease of alpha power indicates increase of cortical excitability, which results in higher detection rate of near-threshold stimuli. Nevertheless, phase of prestimulus alpha might play a role in regulating the time of excitation and inhibition of the cortex, and the different brain states (excitation or inhibition) at stimulus onset would lead to different perceptions of the stimulus.

Keywords: prestimulus; neural oscillation; alpha power; alpha phase; visual perception